Vestnik zoologii, **39**(2): 31—36, 2005

УДК 595.782

ОСОБЕННОСТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ МОЛЕЙ-ИПОНОМЕУТИД (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE)

З. С. Гершензон

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 10 марта 2004

Особенности видообразования у палеарктических молей-ипономеутид (Lepidoptera, Yponomeutidae). Гершензон З. С. — На примере фаунистических комплексов молей-ипономеутид Палеарктики рассмотрены особенности видообразования в данной группе микрочешуекрылых. Показано, что в процессе формирования фауны Палеарктики ипономеутид доминирует симпатрическое видообразование, о чем свидетельствует наличие значительного количества видов-двойников и сопряженных видов на фоне явлений олигофагии и топологической изоляции.

Ключевые слова: моли-ипономеутиды, видообразование, фитофагия, трофические связи.

Peculiarities of Speciation in Palaearctic Yponomeutid Moths (Lepidoptera, Yponomeutidae). Gershenson Z. S. — Characteristic of faunistic complexes of palaearctic yponomeutid moths as probable examples of specific formation of the microlepidopteran group is given. Obviously, among possible ways of formation the faunas of yponomeutids, the sympatric speciation predominates conforming with the presence of numerous sibling species, conjugate species as well as with phenomena of oligophagy and topological isolation.

Key words: yponomeutid moths, speciation, phytophagy, trophic connections.

На примере выделенных на основе трофических связей видовых комплексов молей-ипономеутид Палеарктики проанализированы возможные пути формирования фауны рассматриваемых микрочешуекрылых. С позиции эволюционной систематики особенности такого процесса могут быть прослежены на уровне видовых популяций.

Вследствие того, что все указанные моли являются фитофагами, главную роль в популяционных взаимоотношениях играет трофическая приуроченность к конкретным растительным ассоциациям. В соответствии с трофическими связями можно выделить следующие группы видов молей-ипономеутид Палеарктики.

1. Представители самого большого по видовому разнообразию комплекса (21 вид из 4 родов) трофически приурочены к бересклетовым (Celastraceae) и широко распространены в лесных и лесостепных ландшафтах Палеарктики. Большинство видов относится к роду *Yponomeuta* Latreille: *Y. cagnagellus* (Hübner), *Y. plumbellus* (Denis et Schiffermüller), *Y. irrorellus* (Hübner), *Y. sociatus* Moriuti, *Y. kanaiellus* Matsumura, *Y. refrigeratus* Meyrick, *Y. menkeni* Gershenson & Ulenberg, *Y. polystigmellus* C. Felder et R. Felder, *Y. yanagawanus* Matsumura, *Y. bipunctellus* Matsumura, *Y. mayumivorellus* Matsumura, *Y. meguronis* Matsumura, *Y. eurinellus* Zagulajev, *Y. montanatus* Moriuti, *Y. polystictus* Butler, *Y. pauciflore* Efremov, *Y. osakae* Moriuti, *Y. spodocrossus* Meyrick. Немногочисленные виды относятся к трем другим родам: *Xyrosaris lichneuta* Meyrick, *Euhyponomeutoides trachydeltus* (Meyrick), *Zelleria wolffi* Klimesch.

2. Наибольшим родовым разнообразием (5 родов, 15 видов) характеризуется группа молей, гусеницы которых питаются листьями розоцветных (Rosaceae), включающая в себя следующие виды: *Euhyponomeutoides ribesiellus* (Joannis), *E. rufellus* (Tengström), *Yponomeuta padellus* (Linnaeus), *Y. malinellus* Zeller, *Y. evonymellus* (Linnaeus), *Y. mahalebellus* Guenée, *Y. meridionalis* Gershenson, *Swammerdamia pyrella* (de Villers), *S. caesiella* (Hübner), *S. compunctella* Herrich-Schäffer, *Paraswammerdamia iranella* Friese, *P. lutarea* (Haworth), *P. ornichella* Friese, *P. albicapitella* (Scharfenberg), *Pseudoswammerdamia combinella* Friese.

3. Ипономеутиды, гусеницы которых питаются хвоей, относятся к 4 видам из 2 родов: *Cedestis gysseleniella* (Zeller), *C. subfasciella* (Stephens), *Ocnerostoma friesei* Svensson и *O. piniariellum* Zeller. Это олигофаги, жизненный цикл которых связан исключительно с хвойными растениями (Pinaceae).

4. Комплекс молей из 12 видов, трофически приуроченных к камнеломковым (Saxifragaceae), представлен видами одного рода – *Kessleria* Nowicky: *K. fasciapennela* (Stainton), *K. saxifragae* (Stainton), *K. alpicella* (Stainton), *K. hauderi* Huemer & Tarmann, *K. insubrica* Huemer & Tarmann, *K. nivescens* Burmann, *K. petrobiella* (Zeller), *K. caflischiella* (Frey), *K. alternans* (Staudinger), *K. inexpectata* Huemer & Tarmann, *K. klimeschi* Huemer & Tarmann, *K zimmermanni* Nowicki.

5. Виды молей, гусеницы которых питаются листьями березовых (Betulaceae), представлены 3 видами из 2 родов: европейским *Paraswammerdamia lapponica* (Petersen) и транспалеарктами: *Swammerdamia caesiella* (Hübner), *S. pyrella* (de Villers).

6. Ипономеутиды, трофически приуроченные к ивам (Salicaceae), имеют в своем составе широко распространенный европейский вид *Yponomeuta rorrellus* (Hübner) и двух эндемиков: *Y. albonigratus* Gershenson, обитающего в Таджикистане, и *Y. gigas* Rebel с Канарских островов.

7. Виды рода *Euhyponomeutoides* Gaj: *E. ribesiellus* (Joannis) и *E. rufellus* Tengström характерны для фитоассоциаций с крыжовниковыми растениями (Grossulariaceae), в частности для альпийских ценозов Западной Европы.

8. Отдельный комплекс ипономеутид, трофически приуроченных к маслиновым (Oleaceae), включает в себя 4 вида из 1 рода: *Zelleria hepariella* Stainton, *Z. oleastrella* (Milliére), *Z. silvicolella* Moriuti, *Z. japonicella* Moriuti.

9. Малочисленная группа молей (3 рода с 3 видами) объединяет транспалеарктических хортофильных представителей, гусеницы которых трофически приурочены к толстянковым (Crassulaceae): *Yponomeuta sedellus* Treitschke, *Swammerdamia sedella* Moriuti, *Euhyponomeuta stannellus* (Thunberg).

10. Единичные роды и виды ипономеутид трофически связаны со следующими семействами: крушиновые (Rhamnaceae) – *Yponomeuta rhamnellus* Gershenson, водяниковые (Empetraceae) – *Paraswammerdamia conspersella* (Tengstrom), гамамелидовые (Hamamelidaceae) – *Thecobathra lambda* Moriuti.

Выделенные на основе трофических связей перечисленные видовые комплексы молей можно рассматривать как своеобразную цепочку биотических компонентов, в состав которой входят отмеченные роды и виды ипономеутид, приуроченные в зависимости от кормовых растений их гусениц конкретным растительным ассоциациям. Очевидно, что популяция как элементарная эволюционирующая единица играет определенную роль в составе трофической цепочки, существующей в пределах данного фаунистического комплекса. Следовательно, эволюция видообразовательных процессов может быть прослежена на примере видовых популяций – групп особей, занимающих в течение длительного времени определенную территорию и формирующих конкретные видовые комплексы. Особенностями таких групп являются общность происхождения, генетическая целостность и одинаковые ценотические условия, в которых

протекают биологические циклы их развития. У рассматриваемых молей-иపономеутид, как у фитофагов, процесс видообразования тесно связан с трофической специализацией их гусениц. Анализ таксономической структуры иპономеутид базируется на классической концепции, предполагающей, что вид есть генетически замкнутая единица классификации. Межвидовая гибридизация, в том числе и у криптических видов этих молей, в природе не выявлена. Таким образом, фаунистические комплексы состоят из видов, генетическая гомогенность которых защищена от гибридизации с помощью изолирующих механизмов эволюции. Сезонная, биотопическая, трофическая, гормональная, рецепторная специфика, разнообразие кариотипов и строение генетического аппарата, биохимический баланс выполняют функции таких механизмов, тем самым препятствуя процессу гибридизации и одновременно способствуя скрещиванию внутри видовых популяций. Следует отметить, что указанные механизмы изоляции действуют по-разному. Например, морфофункциональные особенности строения гениталий относятся к механизмам, ограничивающим копулятивные процессы (premating mechanisms), в отличие от таких свойств, как количество и морфология хромосом, которые сводят к минимуму результативность межвидового скрещивания (postmating mechanisms). Совокупность действия обоих механизмов обеспечивает репродуктивную изоляцию. При этом выявление четких признаков, способствующих действию механизмов видовой дифференциации, имеет большое значение для расшифровки филогенетических отношений иპономеутид на видовом уровне (Menken, 1982, 1987; Raijmann, 1996).

Фаунистические комплексы иპономеутид, для которых характерна большая плотность популяций (около сотни гусениц в одном гнезде), как, например, у видов группы «плодовая моль», теоретически не нуждаются в облигатных механизмах изоляции. Это объясняется тем, что случайная гибель гамет или зигот не может существенно уменьшить видовой спектр. Кроме того, у отмеченных видов копуляция проходит в очень сжатый срок (1—3 сут), вследствие чего даже минимальные отличия в строении гениталий и пониженная способность молей к перелету исключают возможность межвидовой гибридизации.

Среди аллопатрических видов иპономеутид, обитающих в лесных ценозах с обширными ареалами, иногда границы популяций трудно определить. Тем не менее у транспалеарктов обнаружена тенденция к изменению признаков в зависимости от географической направленности, что дает возможность проследить отдельные случаи клинальной изменчивости у рассматриваемых молей. Так, у бабочек ивовой горностаевой моли — *Yponomeuta rorrellus* (Hübner), обитающих в Западной Европе, передние крылья всегда белые с незначительным пепельным налетом, тогда как у особей этого вида, распространенных в Украине и прилегающих регионах России, пепельная окраска на передних крыльях обычно имеет форму четкой продольной полосы. Кроме морфологических отличий, географическая изменчивость проявляется в специфике трофической приуроченности. Например, гусеницы плодовой горностаевой моли — *Yponomeuta padellus* (Linnaeus) — в лесной зоне Европы питаются преимущественно листьями боярышника, а в степной — листьями терна. У черемуховой горностаевой моли — *Y. evonymellus* (Linnaeus) в условиях центральной и южной Европы гусеницы приурочены к черемухе, тогда как в северных регионах России они обычно питаются листьями рябины. Географическая изменчивость у иპономеутид прослеживается на видовом уровне со стороны особенностей биологии. Так, гусеницы плодовой горностаевой моли, которые обычно не минируют листья кормового растения в условиях Западной Европы, как правило, минируют листья растения-хозяина в юго-восточной Европе (Приазовье, Астраханская обл.). По-видимому, в свете концепций видообразования клины можно рассматривать как

градиенты признаков, свойственных континентальным видам. Появление клин обусловлено сменой абиотических факторов окружающей среды, а также обменом генетической информации, имеющей место во время миграционных процессов.

Отдельно следует остановиться на концепции квантового видообразования — процессе формирования вида из периферической (или островной популяции) родительского вида. Если для аллопатрического видообразования характерна градуальность, то квантовая эволюция отличается относительно быстрой адаптивной перестройкой с аккумуляцией небольших мутаций. У ипономеутид квантовое видообразование экспериментально доказано голландскими геносистематиками на примере ивовой горностаевой моли — *Yponomeuta rorrellus* (Hübner) с помощью молекулярно-генетических исследований (Menken et al., 1992). В этом случае выявлено, что у отмеченного вида, в периферической анцестральной популяции, вследствие генетического дрейфа наследственная система родительской популяции, претерпев деструкцию после прохождения дочерней популяции через стадию низкой численности («эффект бутылочного горлышка»), может давать начало новой генетической системе.

Симпатрическое видообразование у ипономеутид проходило в гетерогенных экологических условиях, включающих в себя биотопическую разобщенность, в первую очередь, обособленность кормовых растений. При этом в пределах ареала исходного вида появились экологические формы изоляции, объясняющие существование видов-двойников (sibling species) (Menken, 1981). Последние характерны для большинства фаунистических комплексов рассматриваемого семейства и распространены в Евразии, Индии и Австралии. Наиболее часто встречаются криптические виды, входящие в состав комплексов: «padellus» (Западная Палеарктика) и «polystigmellus» (Восточная Палеарктика). Кроме того, виды-двойники известны в родах: *Swammerdamia* Hübner, *Paraswammerdamia* Friese, *Kessleria* Nowicky, *Zelleria* Stainton (Gershenson, Ulenberg, 1998). Для ипономеутид, как и для других молей-фитофагов, характерны аллопатрический и симпатрический способы видообразования. У большинства видов процессы трофической дифференциации наряду с минированием гусеницами листьев и облигатной фитофагией в паутинистых гнездах на конкретных кормовых растениях, возможно, явились решающим фактором в доминировании симпатрического способа видообразования (Гершензон, 1970; Menken, 1981). Это предположение подтверждается также тем, что среди ипономеутид преобладают олигофаги, а полифагия встречается относительно редко. Кроме того, у ипономеутид хорошо выражена топологическая специализация: приуроченность гусениц к обитанию на определенных вегетативных органах кормовых растений: в стеблях (*Yponomeuta plumbellus* (Denis et Schiffermüller), на листьях (большинство видов), в почках (*Paraswammerdamia ornichella* Friese), на соцветиях (*Yponomeuta sedellus* Treitschke). Таким образом, у ипономеутид, в частности у видов-двойников, имеет место деление экологической ниши на микрониши, где морфологически неразличимые виды имеют каждый хорошо заметные специфические особенности биологии (характерное устройство гнезд, расположение коконов, наличие мин, разные сроки развития и др.). Аналогичное явление отмечено и в других семействах микрочешуекрылых-фитофагов (Кузнецов, 1969; Синев, 1989). По мнению Г. Буша (Bush, 1974, 1993), узкие видоспецифичные ниши обычны во многих группах насекомых, например у мух-пестрокрылок (Tephritidae), и предположительно, переход из одной пищевой ниши в другую есть один из путей видообразования у насекомых.

Следует отметить, что почти на полвека ранее в 1947 г. российским зоологом В. А. Догелем на примере простейшего *Haplozoon,* паразитирующего в кишеч-

нике полихеты, было установлено, что топологическая дифференциация вида — возможный источник видообразования. Анализируя многочисленные примеры, В. А. Догель пришел к выводу, что разная топологическая локализация паразитов не что иное, как пространственная изоляция особей в миниатюре, приводящая к дивергенции видов и образованию (согласно терминологии Догеля) «сопряженных видов», генетически сходных, но разграниченных в пространстве (Догель, 1947, 1949). Впоследствии оказалось, что такой способ видообразования характерен и для насекомых с неполным превращением, что было показано и подробно исследовано известным украинским афидологом В. А. Мамонтовой на примере тлей-ляхнид (Мамонтова, 1988). При этом ею было впервые развито положение о том, что видообразование путем дивергенции на «сопряженные виды» встречается не только у паразитов и насекомых-фитофагов, но распространено и среди других представителей фауны.

У молей-ипомеутид симпатрическое видообразование, главным образом, касается первоначально в той или иной степени экологически изолированных форм (трофически, топически и т. п.), обусловивших существование так называемых видов-двойников, не достигших заметной морфологической дифференцировки. Вследствие этого морфологическая диагностика криптических видов крайне затруднена или практически неосуществима. Такая особенность этих чешуекрылых согласуется с мнением известного российского генетика-эволюциониста Н. В. Тимофеева-Ресовского о том, что виды-двойники могут в дальнейшем приобретать более четкие внешние отличия или надолго оставаться морфологическими двойниками, одновременно хорошо отличаясь друг от друга особенностями экологии (Тимофеев-Ресовский, 1965).

Симпатрическое видообразование у иპономеутид обусловлено рядом особенностей этих насекомых, прежде всего небольшими размерами, низкой мобильностью, локальной приуроченностью к развитию на кормовом растении, включая откладку яиц.

Аллопатрическое видообразование у рассматриваемых молей характеризуется наличием викарных видов, которые несмотря на географическую разобщенность, по своим морфобиологическим признакам более схожи друг с другом, чем представители близких видов, обитающие в одном регионе. Наиболее распространенные в Палеарктике викарные виды иპономеутид представлены в таблице 1.

Таким образом, в генезисе фауны палеарктических молей-иპономеутид, наряду с аллопатрическим видообразованием, значительное место занимает симпатрическое. Расхождение признаков, проявившееся в процессе эволюции под воздействием различных биотических факторов, касается, главным образом, трофической приуроченности на фоне доминирующей олигофагии и не всегда сопровождается четкими морфологическими изменениями. Для понимания возможных путей формирования фаунистических комплексов у этих микрочешуекрылых необходим анализ параметров экологических ниш в комплексе с морфобиологическими особенностями. Молекулярно-генетические исследования

Таблица 1. Примеры викарных видов молей-ипомеутид Палеарктики
Table 1. Samples of vicariating species in the palaearctic yponomeutid moths

Западнопалеарктические виды	Восточнопалеарктические виды	Кормовые растения
Yponomeuta malinellus Zeller	*Yponomeuta orientalis* Zagulajev	яблоня
Y. cagnagellus (Hübner)	*Y. catharotis* Meyrick	бересклет
Y. irrorellus (Hübner)	*Y. eurinellus* Zagulajev	бересклет
Y. plumbellus (Denis et Schiffermüller)	*Y. bipunctellus* Matsumura	бересклет

имеют второстепенное значение, в основном для аргументации видовой самостоятельности отдельных криптических видов. В настоящее время в Палеарктике достоверно известно 135 видов из 22 родов ипономеутид (Gershenson, Ulenberg, 1998), большая часть которых имеет повсеместное и полизональное распространение. Кроме того, для этих чешуекрылых характерно большое количество видов-двойников внутри разных родов. Результаты исследования морфобиологических особенностей родовых и видовых таксонов позволяют предположить, что гусеницы ипономеутид унаследовали от анцестральных тинеоидных чешуекрылых, которые вели экзогенный образ жизни, способность к питанию хлорофиллоносными частями высших растений. При этом самка всегда откладывает яйца на кормовое растение, покрывая их «щитком» (застывшей слизью из яйцевыводных путей для защиты яиц, а затем отродившихся под «щитком» гусениц от высыхания и неблагоприятных воздействий). В дальнейшем гусеницы, начиная со 2-го возраста образуют паутинистые гнезда на ветках кормового растения, где открыто питаются листьями и находятся до окукления. Перечисленные особенности подтверждают наличие у ипономеутид характерных черт, присущих тинеоидным предкам (сохранение влажности яйцекладки, потребность гусениц в укрытиях — гнездах). По мере развития насекомого становятся заметными и другие морфологические особенности: у гусениц — многорядные крючки на брюшных ногах, имеющие прядильную функцию, у бабочек — уменьшение размеров, сужение передних крыльев, усиление функции ног, наличие густого опушения головы, щетинок на грудных склеритах и брюшных шипиках. Перечисленные адаптации наряду с морфобиологической спецификой, разнообразной трофической и топологической приуроченностью, вероятно, имели место на разных филогенетических уровнях, что обусловило высокую пластичность указанных молей и способствовало возможности расселения их во всех основных ландшафтных зонах Палеарктики.

Гершензон З. С. О видовой дифференциации внутри комплекса «плодовая горностаевая моль» (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Журн. общей биол. — 1970. — **31**, № 3. — С. 288—290.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. — Л. : Изд-во Мин-ва просвещ. РСФСР, 1947. — 372 с.

Догель В. А. Явление «сопряженности видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления // Изв. АН КазССР. Сер. Паразитол. — 1949. — Вып. 7. — С. 3—15.

Кузнецов В. И. Экологические связи листоверток с растительностью Дальнего Востока // Докл. на XXI ежегодн. чтений памяти Н. А. Холодковского. — Л. : Наука, 1969. — С. 27—52.

Мамонтова В. А. Коэволюция, сопряженная эволюция и сопряженные виды на примере тлей (Homoptera, Aphidinea) // Вестн. зоологии. — 1988. — **22**, № 1. — С. 3—13.

Синев С. Ю. Адаптивная радиация и способы видообразования у кипрейных узкокрылых молей (Lepidoptera, Momphidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1989. — **200**. — С. 106—133.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О микро- и макрофилогении у половых перекрестнооплодотворяющихся организмов // Тр. Ин-та биологии. Уральский филиал АН СССР. — 1965. — Вып. 44. — С. 5—11.

Bush G. L. The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae) // Genetic mechanisms of speciation in insects / Ed. M. J. D. White. — Sydney : Australian and New Zealand Book Co. — 1974. — P. 3—23.

Bush G. L. Host race formation and sympatric speciation in Rhagoletis fruit flies (Diptera: Tephritidae) // Psyche (Camb.). — 1993 (1992). — **99**. — P. 335—357.

Gershenson Z. S., Ulenberg S. A. The Yponomeutinae (Lepidoptera) of the World exclusive of the Americas. — Amsterdam : Koninklijke Nederland. Akad. van. Wetenschappen, Deel 99, 1998. — 202 p.

Menken S. B. J. Host races and sympatric speciation in small ermine moths, Yponomeutidae // Ent. exp. & appl. — 1981. — **30**. — P. 280—292.

Menken S. B. J. Biochemical genetics and systematics of small ermine moths (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Zeitschr. zool. Syst. und Evolutions-forsch. — 1982. — **2**. — P. 131—143.

Menken S. B. J. Is the extremely low heterozygosity level in Yponomeuta rorellus caused by bottlenecks? // Evolution (USA). — 1987. — **41**, N 3. — P. 630—637.

Menken S. B. J., Herrebout W. M., Wiebes J. T. Small ermine moths their host relations and evolution // Ann. Rev. Entomol. — 1992. — **37**. — P. 41—66.

Raijmann L. E. L. In search for speciation: genetical differentiation and host race formation in Yponomeuta padellus (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Studies in Yponomeuta. — 1996. — **12**. — 169 p.